

# Isolements d'arbovirus au Sénégal Oriental à partir de moustiques (1972-1977) et notes sur l'épidémiologie des virus transmis par les *Aedes*, en particulier du virus amaril <sup>(1)</sup>

Michel CORNET \*, Yves ROBIN \*\*, Roland CHATEAU \*\*\*,  
Geneviève HÈME \*\*\*\*, Catherine ADAM \*\*\*\*, Michel VALADE \*\*\*,  
Georges LE GONIDEC \*\*\*\*\*, Charles JAN \*\*\*\*\*, Jean RENAUNET \*\*\*\*\*,  
Papa Louga DIENG \*\*\*\*\*, Jean-François BANGOURA \*\*\*\* et André LORAND \*\*\*

## RÉSUMÉ

*L'inoculation de 130 316 moustiques entre 1972 et 1977 a permis l'isolement de 218 souches de virus appartenant à 21 virus différents.*

*Les techniques utilisées ont largement favorisé la capture des espèces du genre *Aedes* et seuls les isolements réalisés à partir de ce genre peuvent être discutés de façon valable. Huit espèces d'*Aedes* ont été trouvées porteuses de virus et peuvent se diviser en deux groupes.*

*D'abord quatre espèces du sous-genre *Aedimorphus* : *A. dalzieli*, *A. minutus*, *A. argenteopunctatus* et *A. vittatus*. De nombreux virus ont été isolés de ces moustiques, mais chacun en faible quantité ne dépassant pas 10 souches. Ces isolements ont toujours été obtenus à la saison de plus grande abondance des espèces, c'est-à-dire en début et en fin de saison d'activité. Ces moustiques sont probablement d'assez mauvais vecteurs et ceci pourrait être dû à la dispersion de leur activité trophique; par contre ils peuvent être d'efficaces hôtes de liaison d'un cycle à un autre.*

*Le second groupe rassemble les espèces du sous-genre *Stegomyia*, principalement *A. luteocephalus*, et du sous genre *Diceromyia*, *A. furcifer* et *A. taylori*. Peu de virus ont été isolés de ces espèces, mais chacun en grande quantité; ce sont les virus chikungunya, Zika, Bouboui et fièvre jaune auxquels il convient d'ajouter la dengue 2, en dépit d'un isolement unique. Ces virus peuvent se manifester sous forme d'épidémies urbaines, avec *A. aegypti* comme vecteur principal. Dans les foyers selvatiques la circulation se fait entre les singes et les vecteurs sauvages; on observe de fortes poussées épizootiques, généralement pendant 2 années consécutives: quelques isolements à la fin de la saison de transmission de la 1<sup>re</sup> année et une forte poussée dans la seconde moitié de la saison de transmission de la 2<sup>e</sup> année; ceci prouve que ces virus peuvent se maintenir sur place pendant la saison sèche, soit par transmission verticale chez les moustiques, soit chez d'autres hôtes, tiques par exemple. Les vecteurs de ce groupe sont essentiellement primatophiles, et, pour une raison encore obscure, ne semblent pas aptes à la transmission en début de saison des pluies.*

(1) Étude réalisée par l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Centre de Dakar, et par l'Institut Pasteur de Dakar; ce travail a en outre bénéficié d'une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

\* Médecin du Service de Santé des Armées, Entomologiste Médical au Centre ORSTOM de Dakar. Adresse actuelle : Services Scientifiques Centraux de l'ORSTOM, 70-74, route d'Aulnay, 93140 Bondy, France.

\*\* Médecin du Service de Santé des Armées, Directeur de l'Institut Pasteur de Dakar.

\*\*\* Technicien au Centre ORSTOM de Dakar.

\*\*\*\* Technicien à l'Institut Pasteur de Dakar.

\*\*\*\*\* Médecin du Service de Santé des Armées, Directeur du Service de Virologie de l'Institut Pasteur de Dakar.

\*\*\*\*\* Infirmier Spécialiste du Service National des Grandes Endémies de la République du Sénégal.

Parmi ces virus, la fièvre jaune présente quelques particularités : ses poussées sont plus espacées, atteignent un niveau supérieur et peuvent se prolonger pendant au moins 3 années consécutives ; ceci est probablement dû à une moindre efficacité de la transmission de ce virus : l'amplification est plus lente, mais, vu le nombre important de singes, la circulation du virus peut se poursuivre plus longtemps et atteindre un niveau supérieur.

**MOTS-CLÉS :** Culicidae - Isolements - Arbovirus - Fièvre jaune - Épidémiologie.

## ABSTRACT

ISOLATION OF ARBOVIRUSES FROM MOSQUITOES IN SENEGAL ORIENTAL. NOTES ON EPIDEMIOLOGY OF *Aedes* - BORNE VIRUSES ESPECIALLY YELLOW FEVER VIRUS

The inoculation of 130 316 mosquitoes between 1972 and 1977 permitted isolation of 218 virus strains, belonging to 21 different viruses.

The catching technics greatly favoured the species of the genus *Aedes* and only the isolations got from this genus can be efficiently discussed. Eight *Aedes* species harboured viruses and they can be divided into two groups.

First, four species of the subgenus *Aedimorphus* : *A. dalzieli*, *A. minutus*, *A. argenteopunctatus* et *A. vittatus*. Many viruses were got from these species, but each of them in small quantity, no more than 10 strains. These isolations were obtained during the season of greater abundance of the species, i.e. at the beginning and at the end of the period of activity. These mosquitoes are probably poor vectors and this might be the fact of the dispersion of their trophic activity, but they might act as efficient link hosts from one cycle to another.

The second group gathers the species of the subgenus *Stegomyia*, mainly *A. luteocephalus*, and of the subgenus *Diceromyia*, *A. furcifer* and *A. taylori*. Only a few virus were isolated from these mosquitoes, but we got many strains of each of them ; these viruses are chikungunya, Zika, Bouboui et yellow fever ; dengue 2, despite a single isolation, belongs probably to this group. These viruses generally occur in urban epidemics, with *A. aegypti* as main vector. In the selvatic focus, monkeys and wild mosquitoes are involved ; big epizootic rushes were observed, generally during two consecutive years : a few isolations at the end of the transmission period of the first year and a big rush during the second half of the transmission period of the second year ; this is the proof that the virus can maintain during the dry season, either by vertical transmission in mosquitoes, or by other hosts, such as ticks. The vectors of this group are essentially primatophilic and can act as amplifying hosts as well as maintenance hosts ; for an unknown reason, they do not seem able to transmit efficiently during the beginning of rainy season.

Among these viruses, yellow fever has some peculiarities : its rushes are more spaced, they reach a higher level and they can last at least three consecutive years ; this is probably the fact of a less efficient transmission of this virus : the amplification is slower, but it can last longer and reach a high level because monkeys are very numerous in the studied area.

**KEY WORDS :** Culicidae - Isolations - Arboviruses - Yellow fever - Epidemiology.

## INTRODUCTION

Dans une note précédente (Cornet *et al.*, 1978), nous avons étudié la bioécologie des vecteurs potentiels du virus amaril et discuté le rôle des différentes espèces dans la circulation du virus. La plus grande partie des moustiques récoltés a également été étudiée du point de vue virologique par inoculation au souriceau et la présente note a pour objet de présenter les isolements réalisés.

Nous renvoyons le lecteur à la note précédente pour tout ce qui concerne les caractéristiques biogéographiques de la zone étudiée, ainsi que pour les techniques de capture utilisées.

## TECHNIQUES VIROLOGIQUES

### 1. Inoculation au souriceau

Les moustiques capturés ont été groupés par heure ou par mode de capture et ramenés au laboratoire dans des tubes immergés dans l'azote liquide. Au laboratoire ces tubes ont été repris et leur contenu trié en lots monospécifiques (ou paucispécifiques) sur une table réfrigérante du modèle préconisé par Sudia *et al.* (1965).

La préparation des broyats a varié au cours du temps ; jusqu'en 1974 le volume des lots a été très variable et les broyats étaient préparés à l'avance, centrifugés

TABLEAU I  
Moustiques inoculés. Répartition par année

ESPECES	1972	1973	1974	1975	1976	1977	TOTAL
<i>Aedes (Diceromyia)</i> <i>fuwefu + taylori</i> *	656 <sup>11</sup> 17	3554 <sup>11</sup> 311	3241 <sup>11</sup> 158	6454 <sup>11</sup> 233	2929 <sup>11</sup> 100	13479 <sup>11</sup> 456	30313 1265
<i>Aedes (Stegomyia)</i> <i>aegypti</i>	487 20	434 118	1517 83	1018 49	725 28	756 32	4937 330
<i>unilineatus</i>	8 4	71 5	167 15	126 10	35 7	69 10	476 51
<i>simpsoni</i>	2 2	4 4	7 5	1 1	4 2	13 5	31 19
<i>metallifrons</i>	1 1	34 6	135 12	195 18	29 5	65 9	459 51
<i>luteocephalus</i> *	598 <sup>11</sup> 19	1772 <sup>11</sup> 70	2548 <sup>11</sup> 134	4340 <sup>11</sup> 158	1696 <sup>11</sup> 60	5175 <sup>11</sup> 179	16129 620
groupe <i>africanus</i>	67 6	64 14	45 8	-	-	-	176 28
<i>africanus</i>	-	-	-	23 7	7 5	29 10	59 22
<i>neoffricanus</i> *	-	-	-	128 11	76 4	189 <sup>11</sup> 14	393 29
<i>opok</i>	-	-	-	-	-	6 2	6 2
<i>apicocarinatus</i>	-	17 3	8 3	1 1	-	-	26 7
<i>dendrophilus</i>	-	3 1	-	-	-	-	3 1
<i>diengi</i> n.sp.	-	-	1 1	-	-	-	1 1
<i>osii</i>	-	7 1	6 2	2 1	-	3 1	18 5
Total <i>Stegomyia</i>	1163 52	2406 222	4414 263	5834 256	2572 111	6305 262	22714 1166
<i>Aedes (Aedimorphus)</i> <i>vitatus</i> *	1750 <sup>11</sup> 21	3083 <sup>11</sup> 105	3493 181	5083 181	3350 <sup>11</sup> 115	1263 <sup>11</sup> 49	18022 652
<i>stokesi</i>	9 3	22 2	8 4	-	1 1	-	40 10
<i>argenteopunctatus</i> *	49 3	534 6	91 4	2524 <sup>11</sup> 52	267 11	186 7	3651 83
<i>mixtus + punctothoracis</i>	-	24 2	17 2	6 2	5 1	-	52 7
<i>varialis + filiole</i>	-	42 1	19 3	11 1	3 1	-	75 6
<i>minutus</i> *	727 <sup>11</sup> 11	632 8	597 8	714 <sup>11</sup> 22	839 31	12 2	3521 82
<i>albiventralis</i>	-	10 1	53 4	79 5	60 5	131 5	333 20
<i>owmanii</i>	-	5 2	-	-	-	-	5 2
<i>dalzielii</i> *	468 5	2590 <sup>11</sup> 29	5974 <sup>11</sup> 71	13420 <sup>11</sup> 273	1625 <sup>11</sup> 57	3879 <sup>11</sup> 131	27956 566
<i>foulert</i>	164 4	135 3	57 5	240 9	28 5	106 3	730 29
<i>hirtatus</i>	28 1	95 1	3 1	11 2	27 3	6 1	170 9
<i>ochraceus</i>	-	7 1	-	22 2	-	-	29 3
Total <i>Aedimorphus</i>	3195 48	7179 161	10312 283	22110 549	6205 230	5583 198	54584 1469
<i>Aedes (Hacidus)</i> <i>sudanensis</i>	-	-	-	-	-	3 1	3 1
<i>grahani</i>	-	-	-	-	-	2 1	2 1
<i>Aedes (Finlaya)</i> <i>longipalpis</i>	-	-	1 1	-	-	-	1 1
<i>Aedes (Haematanion)</i> <i>circumluteolus</i>	-	3 1	-	-	-	-	3 1
<i>jamoti</i>	7 1	8 1	-	-	-	-	15 2
Total <i>Aedes</i>	5021 118	13150 696	17988 705	34398 1028	11706 441	25372 918	107635 3906
<i>Eretmapodites</i> <i>ohryesgaster</i>	38 5	56 4	70 4	2 2	51 3	-	217 18
<i>quinquevittatus</i>	6 3	265 12	13 8	34 7	7 2	3 2	328 34
non identifiés	25 4	-	-	-	-	-	25 4
Total <i>Eretmapodites</i>	69 12	321 16	83 12	36 9	58 5	3 2	570 56
<i>Mansonia</i> <i>uniformis</i> *	37 <sup>11</sup> 3	150 3	3 1	64 6	33 4	66 4	353 21
<i>africana</i>	20 2	172 3	54 3	56 5	126 10	96 6	524 29
Total <i>Mansonia</i>	57 5	322 6	57 4	120 11	159 14	162 10	877 50
<i>Couilletidia</i> <i>maculipennis</i>	4 1	2 1	-	-	-	-	6 2
<i>Culex</i> <i>tigris</i>	8 2	12 1	6 2	-	-	-	26 5
<i>triconspicuosus</i>	28 3	-	3 1	-	4 1	-	35 5
<i>nebulosus</i>	-	4 1	5 1	-	-	-	9 2
<i>nasutus</i>	-	-	7 2	-	-	-	7 2
<i>poecilipes</i>	-	7 2	3 1	12 2	13 3	22 2	57 10
<i>lisanthorhynchus</i>	-	12 3	-	-	-	-	12 3
<i>ethiops</i>	5 1	8 2	-	-	-	-	13 3
<i>annulicornis</i>	19 3	39 2	30 4	166 5	-	33 2	287 16
<i>nauei</i>	33 2	16 2	-	5 1	-	-	54 5
<i>simpsoni</i>	3 1	-	-	-	-	-	3 1
<i>fatigans</i>	4 1	-	-	-	-	-	4 1
groupes <i>deane</i> + <i>derfusae</i> *	357 10	440 <sup>11</sup> 10	391 <sup>11</sup> 12	70 7	23 6	56 5	1337 50
<i>veschett</i>	25 1	69 1	6 2	-	-	-	100 4
<i>gudart</i>	12 1	43 2	5 1	6 2	-	-	66 6
<i>guyana</i>	4 1	-	-	-	-	-	4 1
<i>grahani</i>	-	-	5 1	2 1	-	-	7 2
<i>nowhatti</i>	4 1	-	-	-	-	-	4 1
Total <i>Culex</i>	502 27	650 26	461 27	261 18	40 10	111 9	2025 117
<i>Filebia</i> <i>minimipennis</i>	5 1	-	7 1	-	-	-	12 1
<i>Uranotaenia</i> <i>balfouri</i>	102 4	-	-	-	-	-	102 4
<i>albabadinalis</i>	4 1	-	-	-	-	-	4 1
<i>tilineata</i>	6 1	-	-	-	-	-	6 1
<i>mayeri</i>	21 2	-	-	-	-	-	21 2
<i>nigromaculata + mahonaensis</i>	62 3	-	5 1	-	-	-	67 4
Total <i>Uranotaenia</i>	195 11	-	5 1	-	-	-	200 12
<i>Anopheles</i> <i>coustani</i> *	136 6	535 7	619 24	2524 <sup>11</sup> 56	298 14	397 14	4509 121
<i>brumpti</i>	-	-	-	6 1	-	-	6 1
<i>nit</i> *	275 4	959 11	112 4	870 <sup>11</sup> 20	1467 51	262 10	3945 100
<i>domosus</i>	16 2	48 2	18 2	57 5	3 1	7 2	149 15
<i>flavicocta</i>	3 1	49 2	11 2	80 5	8 2	10 2	161 14
<i>freedomensis</i>	3 1	5 1	11 1	3 1	13 1	-	35 5
<i>functus</i> *	467 5	045 10	311 7	652 <sup>11</sup> 17	783 20	168 7	3226 74
<i>brochertii</i>	10 2	198 <sup>11</sup> 5	84 5	699 16	32 4	38 3	1061 35
complexe <i>gambiae</i> *	148 5	651 9	1088 15	1848 <sup>11</sup> 45	733 <sup>11</sup> 26	809 27	5277 127
<i>rufipes</i>	9 3	84 4	112 4	335 9	-	10 2	550 22
<i>pharoensis</i>	-	26 1	-	15 2	8 2	-	49 5
<i>squamosus</i>	-	-	-	23 2	-	-	23 2
Total <i>Anopheles</i>	1067 29	3400 53	2366 64	7112 179	3345 129	1701 67	18991 521
TOTAL	6920 204	17845 798	20967 814	41927 1245	15308 599	27349 1006	130316 4666

N.B. Dans chaque colonne le premier nombre correspond aux moustiques, le second aux lots.  
\* indique qu'au moins une souche de virus a été isolée

TABLEAU II  
Moustiques inoculés. Répartition par mois

Espèces	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Total
<i>Aedes (Stegomyia)</i>										
<i>Aedes (Stegomyia) fuscifer + taylori *</i>		739 24	2187 88	2691 84	6541* 201	10596* 366	5745* 438	1794* 63	20 1	30313 1265
<i>Aedes (Stegomyia) aegypti</i>	395 13	1217 49	533 24	822 48	252 20	754 37	767 124	186 11	11 4	4937 330
<i>unilineatus</i>	28 2	130 9	62 5	65 9	36 5	119 11	34 8	2 2		476 51
<i>sumpti</i>		2 2	1 1	3 1	2 2	8 4	15 9			31 18
<i>metallatus</i>		125 8	41 6	5 2	38 10	232 18	17 6	1 1		459 51
<i>luteocephalus *</i>	9 2	1356 48	1682* 66	3081* 83	3690* 131	5144* 184	977* 85	188* 9	2 2	16129 620
groupe <i>africanus</i>	1 1	2 1	28 2	66 8	29 5	41 4	7 6		2 1	176 28
<i>africanus</i>		2 1	3 1	9 2	27 10	14 5	2 1	2 2		59 22
<i>neoafricanus *</i>				8 2	86 8	205 12	67* 4	27 3		393 29
<i>opok</i>						6 2				6 2
<i>apicocarinatus</i>	1 1	1 1	1 1	14 2	8 1	2 2				26 7
<i>dendrophilus</i>					3 1					3 1
<i>diengi</i>			1 1							1 1
<i>coxi</i>			5 1							18 5
Total <i>Stegomyia</i>	433 18	2835 119	2357 106	4073 167	4171 193	6527 280	1896 245	407 29	15 7	22714 1166
<i>Aedes (Aedimorphus)</i>										
<i>vittatus *</i>	2384 60	6630* 211	1917 76	1708* 54	1533 59	1733 64	1025* 109	1044* 16	48 3	18022 652
<i>stokesi</i>			6 2	14 4	15 2	5 2				40 10
<i>argenteopunctatus *</i>		28 1	18 3	103 5	966 18	2533* 55	3 1			3651 83
<i>mixtus + punctothorax</i>		7 1	16 2	4 1	22 2	3 1				52 7
<i>taracalis + filialis</i>			10 2	9 1	56 3					75 6
<i>minutus *</i>	5 1	1945* 49	575 6	70 4	668 10	209 7	41 3		7 2	3521 82
<i>albopunctatus</i>		4 1	34 3	28 4	107 6	160 6				333 20
<i>caumonti</i>					2 1		3 1			5 2
<i>draxletti *</i>	37 2	463 12	26 3	9 2	1953* 26	17400* 348	7071* 134	994* 38	1 1	27956 566
<i>foolieri</i>	11 2	17 2	6 2	20 1	97 3	283 8	236 6	47 2	13 3	730 29
<i>hirsutus</i>		3 1			113 4	54 4				170 9
<i>ochraceus</i>					14 2	15 1				29 3
Total <i>Aedimorphus</i>	2437 65	9097 278	2608 99	1965 76	5549 136	22395 496	8379 234	2085 56	69 9	54584 1469
<i>Aedes (Maidius)</i>										
<i>sudanensis</i>					3 1					3 1
<i>grahami</i>					2 1					2 1
<i>Aedes (Finlaya)</i>										
<i>longipalpis</i>					1 1					1 1
<i>Aedes (Neomelanimon)</i>										
<i>circumluteolus</i>					3 1					3 1
<i>janoti</i>					8 1				7 1	15 2
TOTAL <i>Aedes</i>	2870 83	12671 421	7152 295	8729 327	16278 535	39518 1142	16020 937	4286 148	111 18	107635 3906
<i>Eretmapodites</i>										
<i>ohryogaster</i>				155 10	47 3	7 2	8 3			217 18
<i>quinquevittatus</i>			1 1	19 9	273 14	33 8	2 2			328 34
non identifiés						25 4				25 4
Total <i>Eretmapodites</i>			1 1	174 19	320 17	65 14	10 5			570 56
<i>Mansonia</i>										
<i>uniformis *</i>		5 1		3 1	39 4	81 5	210* 7	15 3		353 21
<i>africanus</i>		11 1			27 4	174 10	281 9	29 4	2 1	524 29
Total <i>Mansonia</i>		16 2		3 1	66 8	255 15	491 16	44 7	2 1	877 50
<i>Culiseta</i>										
<i>maculipennis</i>					2 1	4 1				6 2
<i>Culex</i>										
<i>tigris</i>			3 1	6 2	12 1	5 1				26 5
<i>incauspicatus</i>			5 1			9 2	17 1	4 1		35 5
<i>nebulosus</i>				5 1	4 1					9 2
<i>maculipes</i>			3 1	4 1						7 2
<i>potillipes</i>					21 3	8 2	5 2	23 3		57 10
<i>bitaeniorhynchus</i>				6 1	4 1		2 1			12 3
<i>ethiopicus</i>					2 1	5 1	6 1			13 3
<i>annulipes</i>			3 1	16 2	158 5	86 5	20 2	4 1		287 16
<i>neavei</i>					2 1	5 1	30 2		17 1	54 5
<i>sumpti</i>						3 1				3 1
<i>fatigans</i>							4 1			4 1
groupe <i>decens</i>	5 1	101* 4	132* 3	142 6	347 10	219 8	310 7	53 7	28 4	1337 50
<i>+ perfusus *</i>				3 1	89 1	28 2				100 4
<i>gularis</i>					28 2	4 1	34 3			66 6
<i>grahami</i>				5 1	2 1		4 1			7 2
<i>grahami</i>							4 1			4 1
<i>moucheti</i>										
Total <i>Culex</i>	5 1	101 4	146 7	187 15	649 27	372 24	436 22	84 12	45 5	2025 117
<i>Pileobia</i>										
<i>minomyiaformis</i>						5 1			7 1	12 2
<i>Uranotaenia</i>										
<i>balfouri</i>			16 1	3 1		4 1	79 1			102 4
<i>albodominata</i>						4 1				4 1
<i>bitineata</i>						6 1				6 1
<i>mayeri</i>				4 1		17 1				21 2
<i>nigromaculata</i>										
<i>+ masonensis</i>			18 1	15 1		34 2				67 4
Total <i>Uranotaenia</i>			34 2	22 3		65 6	79 1			200 12
<i>Anopheles</i>										
<i>occutant *</i>	47 4	26 4	196 5	1885* 40	1083 25	363 8	395 11	514 24		4509 171
<i>brumpti</i>				6 1						6 1
<i>nili *</i>	7 1	41* 3	113 5	1444 25	2202 56	126 8	12 2			3945 100
<i>dentatus</i>		3 1	32 3	51 2	39 2	17 5	7 1			149 15
<i>flavipes</i>			6 2	77 3	29 2	41 5	8 2			161 14
<i>prestonensis</i>	13 1		14 2	5 1	3 1					35 5
groupe <i>funestus *</i>	217* 8	195 5	904 17	681 14	554 10	416 12	69 3	3226 74		
<i>brochieri *</i>			37* 4	439 10	393 11	128 4	56 4	8 2		1061 35
complexe <i>gambiae *</i>	211 7	701* 13	1355 24	2430 57	217 8	160 7	130 7	73 4	73 4	5277 127
<i>rufipes</i>		7 1	73 4	280 7	146 3	24 4	17 2	3 1		550 22
<i>pharocensis</i>				38 2	6 2			5 1		49 5
<i>squamosus</i>				16 1	7 1					23 2
TOTAL <i>Anopheles</i>	495 21	973 27	2016 54	7575 166	4806 126	1413 51	1041 41	672 35	18991	521
TOTAL	2875 84	13283 448	8306 312	11131 419	24890 754	45090 1329	18449 1032	5455 208	837 60	130316 4666

N.B. Dans chaque colonne le premier nombre indique les moustiques, le second les lots.  
\* indique qu'au moins une souche de virus a été isolée.

et stockés dans un congélateur à  $-70^{\circ}\text{C}$  jusqu'à leur inoculation. A partir de 1975, à la suite d'une étude statistique des effets de la congélation-décongélation et de la centrifugation sur la mortalité des souriceaux inoculés, les broyats ont été préparés extemporanément et inoculés sans qu'ils aient été congelés ni centrifugés; parallèlement le volume des lots était uniformisé à 30 moustiques pour 3 ml de diluant (Cornet *et al.*, 1977).

Ainsi préparés les broyats ont été inoculés par voie intra-cérébrale à une portée de 9 souriceaux de 24 heures, à la dose de 0,02 ml par souriceau. La surveillance a été journalière pendant 21 jours et l'apparition de troubles neurologiques a entraîné le prélèvement du cerveau du souriceau malade pour passage sur une nouvelle portée.

Chaque fois qu'a été notée une mortalité suspecte sans qu'un prélèvement pour passage ait pu être fait, le broyat initial était réinoculé à un lot d'*A. aegypti* selon la technique d'enrichissement de Rosen & Gubler (1974) reprise par Coz *et al.* (1977).

## 2. Identification des souches virales

Le caractère de filtration des souches a été précisé en utilisant un filtre millipore de 220 nm.

La sensibilité au chloroforme a été appréciée en utilisant la technique de Feldmann & Wang (1961).

Le pouvoir pathogène a été étudié chez le souriceau nouveau-né et chez la souris après inoculation par voie intracérébrale et par voie intrapéritonéale.

Pour la préparation des antigènes on a utilisé une légère modification (Barme *et al.*, 1970) de la méthode d'extraction par le saccharose et l'acétone de cerveaux de souris infectés (Clarke & Casals, 1958) et les liquides immuns ont été obtenus sur ascite de souris provoquée par la souche de sarcome TG 180 (Brandt *et al.*, 1967).

La réaction de fixation du complément a été effectuée selon la méthode LBCF en microtechnique (Casey, 1965).

Les réactions de neutralisation pour identification ont été pratiquées par inoculation au souriceau, après 1 heure au bain-marie à 37°C, d'un mélange de serum pur et de suspension de virus à des dilutions différentes; on a comparé les indices de neutralisation.

## RÉSULTATS

Un total de 130 316 moustiques appartenant à 69 espèces ou groupes d'espèces a été inoculé entre 1972 et 1977. La répartition de ces inoculations est détaillée par année au tableau I, par mois au tableau II. Le nombre de moustiques inoculés ne reflète pas toujours l'abondance réelle, une partie des captures ayant été utilisée à d'autres fins.

TABLEAU III  
Chronologie des isolements

[illegible]

N.B. Aucune inoculation n'a été faite pendant les périodes correspondant aux zones hachurées.

Quatorze seulement des 69 espèces ou groupes d'espèces inoculés ont fourni les 218 souches de virus, représentant 21 virus différents (Tabl. IV).

Le genre *Aedes* est responsable à lui seul de 207 des 218 isolements et ceci est dû au fait qu'il a été nettement privilégié par les techniques de capture utilisées (captures sur appât humain, captures crépusculaires).

L'examen du tableau IV montre que les *Aedes* peuvent être divisés en deux groupes selon les virus avec lesquels ils sont en relation :

- le sous-genre *Aedimorphus* qui a été trouvé porteur de nombreux virus, mais jamais en grande quantité;
- les sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia* qui n'hébergent que peu de virus, mais où chacun est représenté par un grand nombre de souches.

TABLEAU IV

Isolement des couches virales. Répartition par espèce culicidienne

Espèces culicidiennes  Virus															TOTAL
	<i>A. (D.) fuscescens + kayroni</i>	<i>A. (St.) tritaenotus</i>	<i>A. (St.) mcraeana</i>	<i>A. (Aed.) argenteopunctatus</i>	<i>A. (Aed.) minimus</i>	<i>A. (Aed.) dalzielii</i>	<i>A. (Aed.) vittatus</i>	<i>M. uniformis</i>	<i>C. groupa decens + perfuscus</i>	<i>An. coustani</i>	<i>An. nili</i>	<i>An. funestus</i>	<i>An. brohieri</i>	<i>An. complexus gambiae</i>	
Alphavirus															
Chikungunya	28	8			1					1					38
Hiddelburg			1			9									10
Semliki forest						1									1
Idumu					1	2									3
Sindbis							1		2				1		4
Flavivirus															
Fièvre jaune	59	9	1			1									70
Sika	21	13				1	1	1							37
Bouboul	13														13
Kedougou					2	3									5
Wesselsbron					1	4									5
Dengue ?		1													1
Usutu									1						1
Bunyavirus															
Bunyemura	1					5	1								7
Shokwe			1			1									2
Simbu						1	1								2
Bwamba													1		1
Pongola						3	1					1			5
Bunyavirus - like															
Tataguine										1				2	3
Virus non classés															
Ectopodites 147						7									7
Singa						2									2
An D 318	1														1
TOTAL	123	31	1	2	4	39	7	1	3	1	1	1	1	3	218

Nous étudierons donc successivement : 1) les genres *Culex* et *Anopheles*; 2) le sous-genre *Aedimorphus*; 3) les sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia*.

### Les genres *Culex* et *Anopheles*

Les dix souches isolées ne reflètent certainement pas le rôle réel de ces deux genres, quelque peu négligés par les techniques de capture utilisées. Ces isolements ne sont donc cités qu'à titre indicatif, sans qu'il puisse en être tiré de conclusions valables.

Les *Culex* ayant permis l'isolement de 3 souches virales, appartiennent tous aux groupes *decens* et *perfuscus*; déjà difficile à l'état frais, l'identification des espèces de ces groupes est rendue plus délicate encore par le séjour et le transport en azote liquide; bien que le tri ait essayé de séparer ces espèces, les identifications restent douteuses et nous préférons attribuer les isolements aux deux groupes, sans autre précision. Au Sénégal Oriental, le groupe *decens* est représenté par 3 espèces : *C. decens*, *C. invidiosus* et *C. trifolius*; le groupe *perfuscus* par 2 espèces : *C. perfuscus* et *C. telesilla*.

Ces *Culex* sont assez fréquemment capturés sur appât humain en début et en fin de saison des pluies, mais ils ne se gorgent que très rarement sur l'homme; ils sont également très abondants dans la végétation basse de la partie haute de la galerie forestière.

Deux virus ont été isolés de *Culex* : Sindbis (2 souches) et Usutu (1 souche); le premier a également été isolé d'*Anopheles brohieri* (1 souche) et d'*A. vittatus* (1 souche).

Le genre *Anopheles* renferme au Sénégal Oriental de nombreuses espèces anthropophiles, mais leur activité est nettement plus nocturne que celle des *Aedes*, ce qui explique leur faible abondance dans les captures crépusculaires. Ce genre a fourni 7 souches de virus appartenant à 5 virus différents; trois de ces virus semblent habituellement plus en rapport avec d'autres genres : chikungunya (1 souche d'*An. coustani*) avec les sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia*; Pongola (1 souche d'*An. funestus*) avec le sous-genre *Aedimorphus*; Sindbis (1 souche d'*An. brohieri*) avec les *Culex*. Les deux autres virus sont habituellement isolés d'espèces de ce genre : Bwamba (1 souche d'*An. gambiae* s.l.) et Tataguine (2 souches d'*An. gambiae* s.l. et 1 souche d'*An. nili*).

### Le sous-genre *Aedimorphus*

Il est représenté dans nos isolements par 4 espèces :

– *A. vittatus* qui vient d'être transféré du sous-genre *Stegomyia* au sous-genre *Aedimorphus* (Huang, 1977); sa bioécologie, étudiée dans une note antérieure (Cornet *et al.*, *loc. cit.*) le rapproche également plus des autres *Aedimorphus* que des *Stegomyia*.

— *A. minutus* pique volontiers l'homme au niveau du sol dans les galeries forestières, mais seulement en début de saison des pluies, en juin; il semble ensuite disparaître, mais des captures au filet à main ont montré qu'il était également abondant dans la végétation basse des galeries en octobre, alors qu'il ne pique pas l'homme à cette époque; les génitalia des mâles capturés en juin et en octobre sont identiques et il semble difficile d'expliquer ce curieux changement de comportement.

— *A. dalzieli* est avec *A. vittatus* l'espèce la plus abondante dans la région, mais sa répartition saisonnière est très différente : après un léger pic d'abondance en juin, il semble disparaître en juillet et août, puis réapparaître en septembre et pulluler en octobre et novembre. Ses gîtes sont des mares temporaires mises en eau par les fortes pluies.

— *A. argenteopunctatus*, bien moins abondant que le précédent, présente à peu près le même cycle de répartition saisonnière.

Ces quatre espèces sont en outre caractérisées par une relative absence de préférences trophiques, piquant souvent le premier hôte rencontré, en général de gros mammifères. Ils sont d'ailleurs facilement attirés par le gaz carbonique et l'attrance par ce gaz semble liée à des habitudes trophiques en relation avec les gros vertébrés (Cornet & Chateau, 1971). Ces moustiques sont abondants partout, sauf en canopée, et sont en particulier bien représentés dans les captures au village.

Quinze virus, totalisant 52 souches, ont été isolés de ces quatre espèces. Quatre de ces virus sont habituellement trouvés chez d'autres genres ou sous-genres : chikungunya (1 souche d'*A. dalzieli*), Zika (2 souches d'*A. dalzieli* et d'*A. vittatus*) et le virus amaril (1 souche d'*A. vittatus*) chez les *Stegomyia* et les *Diceromyia*; Sindbis (1 souche d'*A. vittatus*) chez les *Culex*. Il reste donc 11 virus qui semblent essentiellement en rapport avec le sous-genre *Aedimorphus* : Middelburg (10 souches), Semliki forest (1 souche), Ndumu (2 souches), Kedougou (5 souches), Wesselsbron (5 souches), Bunyamwera (7 souches), Shokwe (2 souches), Simbu (2 souches), Pongola (5 souches), Zinga (2 souches) et Eretmapodites 147 (7 souches).

Dans ce groupe les isollements sont caractérisés pour chaque espèce par la diversité des virus obtenus, mais qui ne sont représentés que par un petit nombre de souches, 10 au maximum : *A. dalzieli* : 12 virus, 39 souches; *A. vittatus* : 7 virus, 7 souches; *A. minutus* : 3 virus, 4 souches; *A. argenteopunctatus* : 2 virus, 2 souches. Là encore *A. vittatus* se comporte plus comme un *Aedimorphus* que comme un *Stegomyia*. Le taux global d'infection de chaque espèce (nombre de souches / nombre de moustiques  $\times 1\,000$ ) est faible : 1,40 pour *A. dalzieli*, 1,14 pour *A. minutus*, 0,55 pour *A. argenteopunctatus* et 0,39 pour *A. vittatus*; ces faibles taux ne suffisent pas à prouver que ces moustiques sont des vecteurs naturels; nous avons

cependant la preuve du pouvoir vecteur d'*A. dalzieli* pour les virus Bunyamwera et Zinga, ces 2 virus ayant été isolés du sang d'un capteur et des moustiques qu'il avait capturés.

La chronologie des isollements par année (tableaux III et V) montre une grande diversité dans le rythme des isollements; certains virus se sont manifestés sous forme de poussées, mais toujours de faible amplitude : Middelburg et Eretmapodites 147 en 1974-75; pour les autres virus les isollements parfois groupés par 2 ou 3, sont étalés dans le temps, comme par exemple Pongola isolé en 1975, 1976 et 1977.

La chronologie par mois (tabl. III et VI; fig. 1) montre une correspondance entre l'abondance des espèces et le nombre de moustiques infectés : les isollements ont été obtenus à la période d'abondance maximale des espèces, c'est-à-dire en début et en fin de saison des pluies.

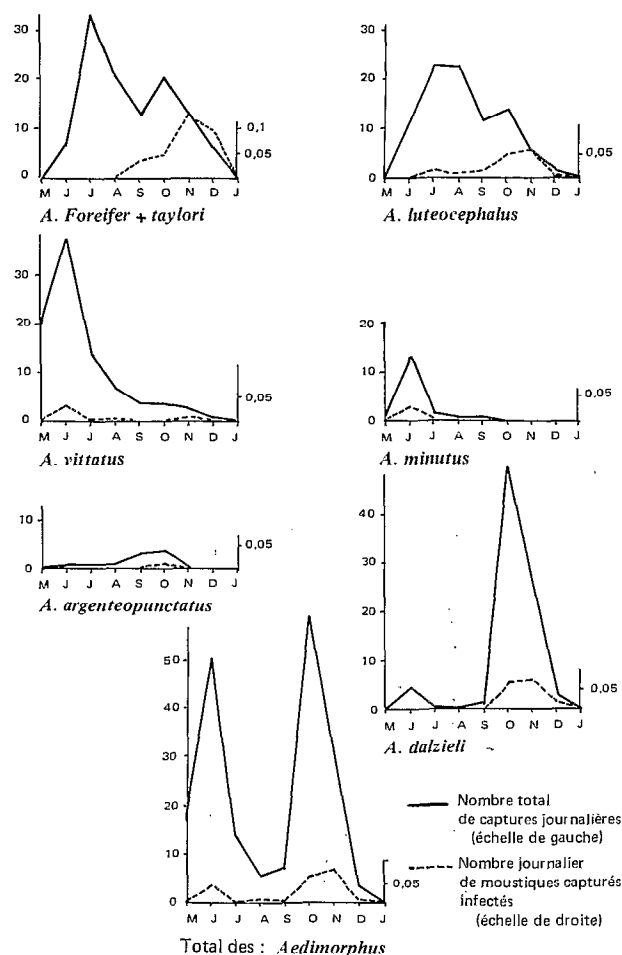


FIG. 1. — Rythme des isollements en fonction de la répartition saisonnière des différentes espèces.

TABLEAU V  
Chronologie des isolements par année

Espèce culicidienne ou virus	Année	1972	1973	1974	1975	1976	1977	TOTAL
I Selon l'espèce culicidienne :								
<i>A. (D.) fureifer + taylori</i>		1	24	2	28	10	58	123
<i>A. (St.) luteocephalus</i>		1	3	1	7	10	9	31
<i>A. (St.) neocafriana</i>							1	1
<i>A. (Aed.) argenteopunctatus</i>					2			2
<i>A. (Aed.) minutus</i>		1			3			4
<i>A. (Aed.) dalsioli</i>			1	12	19	2	5	39
<i>A. (Aed.) vittatus</i>		1	1		1	3	1	7
<i>M. uniformis</i>		1						1
<i>C. groupes docens + perfluous</i>			1	2				3
<i>An. coustani</i>					1			1
<i>An. nili</i>					1			1
<i>An. fuscatus</i>					1			1
<i>An. brotteri</i>			1					1
<i>An. complexe gambiae</i>					2	1		3
II Selon le virus :								
Chikungunya		1			37			38
Middelburg				1	9			10
Semliki forest					1			1
Ndumu					3			3
Sindbis			3	1				4
Fièvre jaune						1	69	70
Zika		2	16			19		37
Bouboui		1	12					13
Kedougou		1			1		3	5
Wesselsbron				2	2		1	5
Dengue 2				1				1
Usutu				1				1
Bunyawera				4		3		7
Shokwe					2			2
Simbu				1		1		2
Bwamba						1		1
Pongola					3	1	1	5
Tataguine					3			3
Eretmapodites 147				3	4			7
Zinga				2				2
An D 318				1				1
TOTAL		5	31	17	65	26	74	218

TABLEAU VI  
Chronologie des isolements par mois

Espèce culicidienne ou virus	Mois	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	Total
I Selon l'espèce culicidienne :									
<i>A. (D.) fureifer + taylori</i>				17	24		54	28	123
<i>A. (St.) luteocephalus</i>			1	4	15		9	1	31
<i>A. (St.) neocafriana</i>							1		1
<i>A. (Aed.) argenteopunctatus</i>						2			2
<i>A. (Aed.) minutus</i>		4							4
<i>A. (Aed.) dalsioli</i>					1	19	15	4	39
<i>A. (Aed.) vittatus</i>		2		1			3	1	7
<i>M. uniformis</i>							1		1
<i>C. groupes docens + perfluous</i>		2	1						3
<i>An. coustani</i>					1				1
<i>An. nili</i>			1						1
<i>An. fuscatus</i>		1							1
<i>An. brotteri</i>				1					1
<i>An. complexe gambiae</i>			3						3
II Selon le virus :									
Chikungunya			1		5	22	10		38
Middelburg						8	2		10
Semliki forest		1							1
Ndumu		1				2			3
Sindbis		2		2					4
Fièvre jaune					1	5	40	24	70
Zika				1	13	11	8	4	37
Bouboui					4		8	1	13
Kedougou		2					1	2	5
Wesselsbron		1					3	1	5
Dengue 2									1
Usutu			1						1
Bunyawera						1	6		7
Shokwe						1	1		2
Simbu						1		1	2
Bwamba			1						1
Pongola		2					3		5
Tataguine			3						3
Eretmapodites 147						3	3	1	7
Zinga						1	1		2
An D 318						1			1
TOTAL		9	6	3	23	60	83	34	218



Notons enfin que les virus de ce groupe n'ont été que rarement isolés d'autres genres ou sous-genres : Pongola : 1 souche d'*An. funestus*; Bunyamwera : 1 souche de *Diceromyia*.

### Les sous-genres *Stegomyia* et *Diceromyia*

Quatre espèces ont été trouvées naturellement infectées : *A. (St.) luteocephalus*, *A. (St.) neoaffricanus*, *A. (D.) furcifer* et *taylori*; les femelles des deux dernières espèces sont indifférenciables morphologiquement et ont donc été inoculées en lots mixtes. La bioécologie des espèces de ces deux sous-genres a été étudiée dans une note antérieure (Cornet *et al.*, loc. cit.) et montrait que seuls *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* pouvaient jouer un rôle important dans la transmission du virus amaril; ces isolements confirment cette opinion et l'étendent à 3 autres virus, chikungunya, Zika et Bouboui (de nombreuses souches de virus Bouboui ont été isolées d'*A. luteocephalus*, mais la mise en évidence de contaminations au moment des broyats laisse planer un doute sur leur validité). Il est remarquable de constater qu'aucune souche n'a été obtenue des 4 937 *A. aegypti* inoculés; ceci confirme qu'au Sénégal Oriental cette espèce, représentée par sa seule forme sauvage, ne joue pratiquement aucun rôle dans la transmission des virus, probablement à cause d'une longévité trop faible.

Sept virus seulement ont été isolés des espèces de ce groupe; trois ne sont représentés que par une seule souche; les quatre autres, chikungunya, Zika, Bouboui et le virus amaril, ont au contraire fourni de nombreuses souches. Les taux globaux d'infection sont beaucoup plus élevés que chez les *Aedimorphus* : 1,92 pour *A. luteocephalus*, 2,54 pour *A. neoaffricanus* et 4,06 pour les *Diceromyia*.

La chronologie des isolements par année (tabl. III et V) montre que ces 4 virus ont sévi sous forme de fortes poussées : chikungunya en 1975, Zika en 1973 et 1976, Bouboui en 1973 et virus amaril en 1977. Ces poussées ont souvent été annoncées par quelques isolements à la fin de la saison de transmission précédente : Bouboui en décembre 1972, Zika en novembre 1972, virus amaril en décembre 1976; même si aucune souche n'a été isolée, une recrudescence de la circulation du virus a été mise en évidence par les tests sérologiques pratiqués chez les jeunes enfants et chez les singes (Zika en 1974). Une seule souche ne rentre pas dans le cadre de ces poussées, celle de virus chikungunya isolée en juillet 1972 : il est peu probable qu'elle soit le reliquat d'une poussée survenue en 1971, car aucune souche n'a été isolée de moustiques capturés en octobre de cette année.

La chronologie par mois (tabl. III et VI; fig. 1) montre que les isolements ont toujours eu lieu en fin de saison d'activité; il y a donc ici discordance entre l'abondance des espèces, maxima en début de saison des pluies,

et le nombre de moustiques infectés, maximum en fin de saison; ce phénomène est particulièrement net avec les *Diceromyia* dont aucune souche n'a été isolée avant septembre, un peu moins avec *A. luteocephalus* qui a procuré une souche en juillet et une en août.

L'uniformisation de la taille des lots d'inoculation à partir de 1975 a permis une analyse plus détaillée des poussées observées en 1975 (chikungunya), 1976 (Zika) et 1977 (virus amaril) : il a été calculé, mois par mois et pour chacun des deux principaux vecteurs, le taux d'infection A en utilisant la formule de Chiang et Reeves (1962) et le nombre théorique B de piqûres de moustiques infectés reçues journalièrement par un singe ( $B = A \times \text{nombre total de piqûres journalières}$ ); la transmission étant probablement proportionnelle à l'infection, on peut en déduire le rôle respectif des deux principaux groupes de vecteurs dans la contamination des singes (tabl. VII) : les *Diceromyia* auraient été des vecteurs très efficaces lors des poussées dues au virus chikungunya (84 % des contaminations) et au virus amaril (70 % des contaminations); par contre *A. luteocephalus* aurait été bien meilleur vecteur du virus Zika (68 % des contaminations); ceci reflète certainement le caractère spécifique des relations virus-moustique; une autre explication possible serait une variation des conditions climatiques qui aurait favorisé un groupe de vecteurs au dépens de l'autre; les faibles différences observées dans le volume des captures ne permettent guère de retenir cette hypothèse.

Pour ces 4 virus l'homme est atteint durant les poussées comme en témoignent l'augmentation des réponses sérologiques positives après chacune de ces poussées; il en est de même pour les singes qui ont par ailleurs fourni 3 souches de virus : Bouboui chez *Papio papio*, chikungunya chez *Papio papio* et *Cercopithecus aethiops sabaeus*. Ces poussées sont donc des épizooties; il est remarquable qu'aucun cas grave n'a pu être détecté au cours de la poussée due au virus amaril.

Ces 4 virus ont également été isolés d'autres genres de moustiques ou du sous-genre *Aedimorphus* : chikungunya : 2 souches d'*Anopheles coustani* et d'*A. dalzieli*; Zika : 3 souches de *Mansonia uniformis*, d'*A. dalzieli* et d'*A. vittatus*; le virus amaril : 1 souche d'*A. vittatus*. Ces isolements ne représentent qu'un pourcentage très faible du nombre total de souches isolées et le rôle de ces moustiques dans les cycles naturels ne peut être que minime.

Trois autres virus ont été isolés d'espèces de ce second groupe; le virus bunyamwera (1 souche de *Diceromyia*) semble plus en relation avec les *Aedimorphus*.

Une souche de dengue type 2 a été obtenue d'un lot d'*A. luteocephalus* en novembre 1974 (Robin *et al.*, 1979). Cet isolement réalisé sur souris a été très laborieux et son identification est très récente. Il montre cependant l'existence de ce virus dans la région, mais ne permet pas de préciser son importance. Il est probable que des tech-

TABLEAU VII

Évolution du taux d'infection (A) et du nombre de moustiques infectés (B) au cours des 3 poussées de 1975, 1976 et 1977

	Chikungunya (1975)				Zika (1976)				Fièvre jaune (1977)			
	A en ‰		B × 100		A en ‰		B × 100		A en ‰		B × 100	
	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L	D	L
Septembre	2.73	1.23	3.55	2.74	—	—	—	—	0	1.23	0	2.74
Octobre	7.69	2.88	15.59	4.01	3.62	17.30	7.35	24.06	0.35	1.25	0.70	1.75
Novembre	17.68	4.93	23.19	2.73	2.08	11.37	2.72	6.31	10.54	15.53	13.82	8.62
Décembre	0	0	0	0	6.54	0	3.99	0	31.89	0	19.45	0
Rôle de chaque espèce en ‰			82	18			32	68			70	30

D = *Diceromyia*L = *A. luteocephalus*

niques d'isolement mieux adaptées à ce virus auraient permis l'isolement d'autres souches et peut-être de mettre en évidence une poussée analogue à celles dûes aux autres virus. Aucune étude sérologique n'a été faite avec ce virus, mais une autre souche avait déjà été isolée dans l'ouest du Sénégal à partir du sang d'une fillette fébrile.

La souche ArD 20631 a été isolée d'un lot de *Diceromyia* capturés en octobre 1974; elle appartient probablement à un nouveau virus et semble voisine, sinon identique, de trois autres souches détenues à l'Institut Pasteur de Dakar : souche ArD 318 isolée de chauves-souris (*Nycteris sp.*) capturées à Koumbia (République de Haute-Volta); souche ArD 13547 isolée d'un lot de *Culex thalassius* récoltés à Saboya dans l'ouest du Sénégal; souche ArD 16566 isolée d'un lot de mâles d'*Amblyomma variegatum* (Ixodidae) récoltés sur des peaux de bovins aux abattoirs de Dakar (Sénégal). La diversité de ces origines pose un intéressant problème épidémiologique.

## DISCUSSION

Il y a peu à dire sur les quelques isolements obtenus à partir de *Culex* et d'*Anopheles*, sinon qu'ils s'inscrivent bien dans ce que l'on sait du cycle de ces virus : Sindbis et Usutu ont été de nombreuses fois isolés de *Culex* ornithophiles; Bwamba et Tataguine provoquent chez l'homme des fièvres exanthématiques (Salaün *et al.*, 1968; Digoutte, 1968) et sont habituellement isolés à partir d'*Anopheles*. Il existe probablement au Sénégal Oriental d'autres virus transmis par ces deux genres, West Nile et Ntaya entre autres, mais ils n'ont pas été isolés parce que notre étude a visé essentiellement les *Aedes*, vecteurs habituels du virus amaril.

Beaucoup plus intéressants sont les isolements réalisés à partir d'espèces d'*Aedes* : presque toutes les espèces mises en cause ne sont que très rarement citées dans la littérature, probablement parce que peu d'études ont été menées dans des zones climatiques correspondant à celle du Sénégal Oriental; malgré une saison d'activité relativement courte, les *Aedes* semblent y être d'importants vecteurs. Ils peuvent être divisés en 2 groupes : 1°) les *Aedimorphus* qui hébergent de nombreux virus différents, mais chacun en faible quantité; ils sont trouvés infectés à leur période d'abondance maximale, en début ou en fin de saison d'activité; 2°) les *Stegomyia* et les *Diceromyia* hébergent peu de virus, mais en grande quantité; ils ne semblent capables de s'infecter qu'à la fin de leur saison d'activité, même si leur abondance maximale se situe au début de cette saison.

Les virus isolés d'*Aedimorphus* l'ont été, dans d'autres régions d'Afrique, d'autres espèces du même sous-genre, mais surtout d'autres sous-genres comme les *Neomelanimon* et les *Ochlerotatus* en Afrique australe (McIntosh, 1975); ces virus ont également été isolés d'autres genres, *Mansonia*, *Eretmapodites*, *Culex* et parfois *Anopheles*. Leurs cycles mettent en cause des animaux variés, bétail, rongeurs, oiseaux; l'homme n'est que rarement touché, non à cause d'un manque de sensibilité, comme le montrent les quelques contaminations de captureurs, mais probablement par suite d'un manque de contact avec les vecteurs. Il existe une concordance entre la diversité de ces hôtes vertébrés et la dispersion de l'activité trophique des espèces du sous-genre *Aedimorphus*. Ceci explique le faible nombre de souches isolées : en effet un cycle d'amplification efficace présuppose un contact très étroit entre un vecteur et l'hôte vertébré habituel. Les *Aedimorphus* semblent donc n'être que d'assez médiocres hôtes amplifi-

cateurs, mais ils peuvent par contre être d'excellents hôtes de liaison (« link hosts » de McIntosh, *loc. cit.*), assurant la communication entre différents cycles.

Nous insisterons particulièrement sur les virus transmis par les *Stegomyia* et les *Diceromyia* parce que leurs cycles semblent assez voisins de ceux du virus amaril, objet principal de notre étude; nous terminerons enfin par quelques considérations sur l'épidémiologie de la fièvre jaune selvatique.

Les virus transmis par les *Stegomyia* et les *Diceromyia* :

### 1. Le virus chikungunya

Comme le virus amaril, il se manifeste souvent sous forme d'épidémies de type urbain (Ross, 1953; Gear & Reid, 1957; Osterreith & Blanès-Ridaura, 1960; McIntosh *et al.*, 1963; Roche & Robin, 1967; McCrae *et al.*, 1971); son vecteur habituel est alors le plus souvent *A. aegypti* (Ross, 1953; Ross, 1956; McIntosh *et al.*, 1963; Taufflieb *et al.*, 1968; McIntosh & Jupp, 1970).

Son cycle selvatique fait intervenir les singes (McIntosh *et al.*, 1964), ce qui est confirmé par nos 2 isollements. Les vecteurs sont en général des *Stegomyia* : *A. africanus* (Weinbren *et al.*, 1958; Haddow *et al.*, 1961; McCrae *et al.*, 1971; Germain *et al.*, 1978); *A. opok* (Germain *et al.*, 1978); *A. luteocephalus* (Taufflieb *et al.*, 1968); ce virus a également été isolé d'autres genres de Culicidae : *Mansonia* (McCrae *et al.*, 1971), *Anopheles* (Taufflieb *et al.*, 1968) et probablement *Culex pipiens fatigans* (Ross, 1956); les *Diceromyia* avaient déjà été mis en cause lors de l'épidémie de Rhodésie (McIntosh *et al.*, 1964) et leur pouvoir vecteur expérimental démontré par Paterson & McIntosh (1964).

Il est probable qu'il existe d'autres cycles de transmission mettant en cause des rongeurs (McIntosh *et al.*, 1964), des rongeurs, des reptiles et des oiseaux (Cornet *et al.*, 1968); des souches ont d'ailleurs été obtenues de chauves-souris au Sénégal (Brès & Chambon, 1964) et d'oiseau au Nigeria (Causey, 1969). Les vecteurs de ces cycles sont encore inconnus; le rôle présumé d'*Alectrobus sonrai* (Argasidae) (Taufflieb *et al.*, 1968) vient d'être infirmé par Camicas *et al.*, (1978).

### 2. Le virus Zika

Au Nigeria MacNamara (1954) a isolé 3 souches du sang de malades au cours d'une épidémie de « jaunisse »; Boorman & Porterfield (1956) ont montré le rôle vecteur expérimental d'*A. aegypti*; il n'est donc pas exclu que ce virus puisse également sévir sous forme d'épidémies de type urbain.

En milieu selvatique seuls les singes ont été jusqu'à présent incriminés dans le cycle de ce virus; Dick *et al.*, (1952) ont mis en évidence l'atteinte d'un singe sentinelle. Au Sénégal Oriental les sérologies faites chez les singes

montrent leur atteinte massive. Les vecteurs sont les mêmes que ceux du virus chikungunya : *A. africanus* (Dick *et al.*, 1952; Weinbren *et al.*, 1958; Haddow *et al.*, 1964; Germain *et al.*, 1978); *A. opok* (Germain *et al.*, 1978); *A. luteocephalus* (Causey, 1969); Zika a en outre été isolé une fois dans l'ouest du Sénégal à partir d'*An. gambiae* s.l.

### 3. Le virus Bouboui

Malgré l'isolement initial à partir d'*Anopheles paludis* (Digoutte *et al.*, 1971), les vecteurs habituels semblent être *A. africanus* et *A. opok* en Empire Centrafricain (Germain *et al.*, 1978), les *Diceromyia* et probablement *A. luteocephalus* au Sénégal Oriental.

On ne sait rien sur l'éventuelle pathogénicité de ce virus chez l'homme. La participation des singes est montrée par l'isolement de 2 souches, une au Cameroun (Robin, 1978) et une au Sénégal Oriental.

### 4. Le virus dengue type 2

La dengue a été mise en cause lors de l'épidémie de Durban, en Afrique du Sud, en 1926-27 (Kokernot *et al.*, 1956), sans qu'on ait pu en faire la preuve. Au Nigeria de nombreux isollements de dengue type 1 et 2 ont été réalisés depuis 1970, surtout à partir de malades (Carey *et al.*, 1971; Causey, 1969; Fagbami & Fabiyi, 1976); deux souches seulement ont été obtenues de moustiques, une en milieu urbain à partir d'*A. aegypti* (Causey, 1969) et une en milieu rural à partir d'un lot de *Stegomyia* non identifiés (Lee & Moore, 1972). Des études sérologiques ont montré l'incidence importante de ces virus chez l'homme et chez les singes (Fagbami *et al.*, 1977). Il semble donc exister en Afrique, en plus de manifestations de type urbain, une circulation selvatique analogue à celle des autres virus de ce groupe. Notre isolement confirme cette notion, mais des études ultérieures devront préciser l'importance de ce virus; il ne semble toutefois pas qu'il ait un grand rôle dans le domaine de la santé publique.

### Considérations générales sur le cycle selvatique de ces virus

Ces 4 virus présentent quelques caractéristiques épidémiologiques communes qui les rapprochent beaucoup du virus amaril; leurs cycles selvatiques font intervenir les mêmes vecteurs : *Aedes* du groupe *africanus* en zones humides, *A. luteocephalus* et les *Diceromyia* en zone plus sèche; parmi les vertébrés les singes semblent jouer le rôle principal.

Ils se manifestent sous forme de poussées épidémiques ou épidémozootiques facilement décelables, au moins dans les zones de savane; la périodicité de ces poussées varie selon le virus en cause; elle semble parti-

culièrement courte pour le virus Zika, cause de deux poussées en 1973 et 1976. Rien à l'heure actuelle ne permet de dire si le virus se maintient sur place en dehors de ces poussées ou s'il doit être réintroduit; l'isolement de la souche de virus chikungunya de juillet 1972 serait en faveur d'un maintien sur place. Ces poussées se manifestent en général pendant deux années consécutives, ce qui prouve que le virus peut traverser la saison sèche; à la lumière d'observations récentes, ce maintien peut s'expliquer de deux façons :

1°) Existence d'un cycle inconnu mettant en cause des vecteurs non soupçonnés; c'est probablement le cas pour le virus chikungunya qui peut toucher des vertébrés très variés; par contre aucun argument n'étaye actuellement cette hypothèse pour les virus Zika, Bouboui et dengue, mais elle ne peut être écartée.

2°) Conservation du virus dans les œufs pondus par des femelles infectées de moustiques; bien connu chez les tiques, ce mode de transmission a été récemment mis en évidence pour 4 Flavivirus : Koutango (Coz *et al.*, 1976), Encéphalite Japonaise et Dengue (Rosen *et al.*, 1978), virus amaril (Aitken *et al.*, 1979).

### Considérations sur le cycle selvatique du virus amaril

Les vecteurs sauvages du virus amaril sont les mêmes que ceux des virus précédents : *A. africanus* (Haddow *et al.*, 1948; Smithburn *et al.*, 1949; Chippaux *et al.*, 1976; Germain *et al.*, 1976); *A. opok* (Germain *et al.*, 1976); *A. luteocephalus* (Lee & Moore, 1972); il faut y ajouter *A. simpsoni* dans les régions où il est primatophile (Mahaffy *et al.*, 1942; Smithburn & Haddow, 1946; Sérié *et al.*, 1968); le virus a en outre été isolé une fois d'*A. (Aedimorphus) dentatus* en Ethiopie (Sérié *et al.*, 1968), de *Coquilletidia fuscopennata* en Ouganda (Kirya *et al.*, 1972), de phlébotomes en Ouganda (Smithburn *et al.*, 1949) et récemment d'une tique en Empire Centrafricain (Germain *et al.*, 1979). Au Sénégal Oriental les vecteurs principaux sont les *Diceromyia* et *A. luteocephalus*; *A. neoaffricanus* et *A. vittatus* peuvent jouer un rôle très accessoire (Cornet *et al.*, 1979).

Les seuls vertébrés pouvant à ce jour être incriminés avec certitude sont les singes.

Le cycle selvatique du virus amaril semble donc assez voisin de celui des virus chikungunya, Zika, Bouboui et probablement dengue, mais il présente quelques particularités qui méritent d'être soulignées.

La poussée de fièvre jaune selvatique observée au Sénégal Oriental a débuté en décembre 1976 par l'isolement d'une souche unique (Cornet *et al.*, 1978); en 1977 elle s'est poursuivie de septembre à décembre (Cornet *et al.*, 1979); en 1978 le virus a été retrouvé dès le mois d'août, le maximum des isoléments a été observé en octobre, et ceux-ci ont fortement diminué en novembre et décembre (Germain *et al.*, 1979).

Le virus amaril est donc capable de se maintenir sur place pendant la saison sèche et, comme pour les autres virus, ce maintien peut s'expliquer de deux façons :

1°) Existence d'autres hôtes arthropodes que les moustiques; le virus a été isolé de phlébotomes (Smithburn *et al.*, 1949) et de la ponte d'une tique, *Amblyomma variegatum* (Germain *et al.*, 1979); ces auteurs ont montré de ce fait la possibilité de transmission transovarienne chez cette tique, mais aussi que ses larves pouvaient transmettre le virus.

2°) La transmission verticale du virus d'une femelle infectée à sa descendance; ce mode de transmission a été mis en évidence expérimentalement chez *A. aegypti* (Aitken *et al.*, 1979) et les isoléments réalisés à partir de mâles de *Diceromyia* semblent confirmer ce rôle dans la nature (Cornet *et al.*, 1979). La transmission transovarienne explique d'ailleurs assez bien que le virus ait été isolé de plus en plus tôt au cours des 3 années qu'a duré la poussée : décembre en 1976, septembre en 1977, août en 1978; la quantité de virus remise en circulation à chaque début de saison des pluies doit en effet être proportionnelle à celle qui existait à la fin de l'année précédente, c'est-à-dire qu'elle a dû augmenter chaque année, permettant au cycle d'amplification d'atteindre un niveau décelable de plus en plus tôt.

Il est d'ailleurs possible que ces deux modes de conservation coexistent, mais ils doivent de toutes façons s'accompagner d'une perte importante de virus, sans quoi le virus serait vite si abondant que les singes seraient tous immunisés et que sa circulation deviendrait impossible.

La poussée de fièvre jaune a présenté deux caractéristiques principales : elle s'est prolongée pendant 3 années consécutives et elle a atteint un niveau nettement supérieur à celui des poussées provoquées par d'autres virus; de plus ces poussées semblent moins fréquentes, celle qui a précédé la poussée de 1976-78 devant être antérieure à l'épidémie de Diourbel en 1965. Une expérimentation récente a comparé le pouvoir vecteur d'*A. aegypti* pour le virus amaril et le virus Zika (Cornet *et al.*, 1979); quoique non significative, elle semble montrer que la transmission du virus amaril est sensiblement moins efficace que celle du virus Zika et ceci pourrait expliquer les différences observées dans les poussées dues à ces deux virus. Avec le virus amaril, la faible efficacité de la transmission ralentirait le cycle d'amplification qui, vue la brièveté de la saison de transmission, ne pourrait atteindre un niveau important que si la quantité de virus mise en circulation est importante et si les singes sensibles sont très abondants; si ces deux conditions sont remplies, comme elles l'étaient en 1977, le faible nombre de singes immunisés permet à la circulation du virus de se prolonger jusqu'à la fin de saison d'activité des vecteurs et de ce fait d'atteindre un niveau très élevé; la poussée a pu se poursuivre en 1978 parce que la diminution du nombre de singes sensibles a été compensée par une augmentation de la quantité

de virus mise en circulation. Ceci implique que des poussées aussi importantes ne peuvent se produire que si, à leur début, le nombre de singes est très important et que leur taux d'immunité est très faible, ce qui était le cas en 1976. On peut penser qu'il pourrait exister des poussées avec un taux plus élevé de singes immuns, mais ces poussées n'atteindraient qu'un faible niveau et seraient difficilement décelables; c'est peut-être ce qui s'est passé en 1974 où avait été notée une nette recrudescence des réponses sérologiques positives chez les enfants non vaccinés. Avec le virus Zika au contraire, l'amplification est moins lente et la rapide augmentation du taux de singes immuns stoppe assez vite la poussée ne lui permettant pas d'atteindre un niveau très élevé; parallèlement cette efficacité supérieure de la transmission permet des poussées suffisamment importantes pour être décelées avec un taux d'immunité élevé chez les singes, ce qui était le cas en 1976; de ce fait les poussées pourront être plus fréquentes.

La chronologie des isolements réalisés à partir des *Stegomyia* et des *Diceromyia* permet également de mieux comprendre le déroulement de ce que nous avons appelé phase « inapparente » de circulation du virus, c'est-à-dire la phase pendant laquelle le virus n'est pas encore assez abondant pour pouvoir être isolé; elle pouvait se concevoir de deux façons : ou bien amplification lente et régulière, ou bien pas d'amplification au début et amplification plus rapide à la fin. Le fait que les vecteurs principaux, *A. luteocephalus* et *Diceromyia*, semblent peu aptes à la transmission en début de saison des pluies fait pencher la balance en faveur de la seconde hypothèse; notons que cette inaptitude, relative pour *A. luteocephalus*, absolue pour les *Diceromyia*, se trouve confirmée par les isolements de virus amaril de 1978 : *A. luteocephalus* a été trouvé infecté en petit nombre en août et septembre, alors que le virus n'est apparu chez les *Diceromyia* qu'en octobre (Germain *et al.*, 1979); les causes de cette inaptitude restent obscures; il peut s'agir d'une moindre longévité en début de saison des pluies; cette explication paraît assez satisfaisante pour *A. luteocephalus*, mais beaucoup moins pour les *Diceromyia* dont les habitudes trophiques devraient faire de bien meilleurs vecteurs. Quoiqu'il en soit, il semble qu'*A. luteocephalus* soit le seul responsable du début de la phase d'amplification jusqu'en septembre et qu'il soit, à partir d'octobre, secondé, puis remplacé par les *Diceromyia*. Notons que si la transmission transovarienne est responsable du maintien du virus en saison sèche, l'étalement des éclosions d'œufs permet au virus d'atteindre la saison où les vecteurs deviennent aptes à la transmission (Cornet *et al.*, 1978).

## CONCLUSIONS

Les isolements réalisés à partir de moustiques, joints aux données bioécologiques déjà recueillies permettent de

mieux comprendre le rôle des *Aedes* dans la circulation des virus au Sénégal Oriental. Les espèces du sous-genre *Aedimorphus* semblent d'assez mauvais vecteurs, mais ils peuvent avoir un rôle important en tant qu'hôtes de liaison. Par contre les *Stegomyia* et les *Diceromyia* se révèlent des vecteurs très efficaces pour les virus qu'ils hébergent; ils peuvent jouer à la fois le rôle d'hôtes de maintenance par le jeu de la transmission transovarienne et celui d'hôtes amplificateurs.

Les 4 virus principaux transmis par les *Stegomyia* et les *Diceromyia*, chikungunya, Zika, Bouboui et virus amaril, se manifestent sous forme de poussées épidémiques ou épidémozootiques pouvant durer plusieurs années; ces virus sont capables de se maintenir sur place en saison sèche, soit par transmission verticale chez les vecteurs habituels, soit chez d'autres hôtes. Les différences observées dans les poussées dues à ces 4 virus peuvent s'expliquer par des différences dans les relations virus-moustique. Les poussées de fièvre jaune selvatique sont caractérisées par leur moindre fréquence, leur durée plus longue et la plus grande amplitude qu'elles atteignent; ces particularités peuvent trouver leur explication dans une moindre efficacité de la transmission de ce virus.

Il reste quelques points obscurs qui devront faire l'objet d'études ultérieures, notamment le devenir de ces virus dans les périodes interépidémiques et les causes de l'inaptitude à la transmission que présentent les *Stegomyia* et les *Diceromyia* en début de saison des pluies.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM le 9 novembre 1979.

## BIBLIOGRAPHIE

- AITKEN (T. H. G.), TESH (R. B.), BEATY (B. J.) & ROSEN (L.), 1979. — Transovarial transmission of yellow fever by mosquitoes (*Aedes aegypti*). *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 28 (1) : 119-121.
- BARME (M.), BRÈS (P.), HÉRY (G.) & ROBIN (Y.), 1970. — Technique des Laboratoires des Virus et Arbovirus. *Rapp. Fonct. techn. Inst. Pasteur Dakar*, 1969-1970 : 159-244.
- BOORMAN (J. P. T.) & PORTERFIELD (J. S.), 1956. — A simple technique for infection of mosquitoes with viruses. Transmission of Zika virus. *Proc. Soc. exp. Biol. N. Y.*, 50 : 238-242.
- BRÈS (P.) & CHAMBON (L.), 1964. — Technique pour l'étude de l'infestation naturelle des chauves-souris par les arbovirus. Intérêt épidémiologique au Sénégal. *Ann. Inst. Pasteur*, 107 : 34-43.
- BRANDT (W. E.), BOESCHER (E. L.) & HETRICK (F.), 1967. — Production and characterization of arbovirus antibody in mouse ascitic fluid. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 16 : 339-347.
- CAMICAS (J. L.), ROBIN (Y.), CALVO (M. A.) & HÈME (G.), 1978. — Étude écologique et nosologique des arbovirus transmis par les tiques (*Acarida*, *Ixodida*) au Sénégal. I. Non intervention des ornithodores (*Alectrobius sonrai*) dans l'écologie.

- gie du virus chikungunya. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVI, n° 2 : 95-98.
- CASEY (H. L.), 1965. — Standardized diagnostic complement fixation method and adaptation to microtest. Public Health Monograph n° 74. US Government Printing Office, Washington.
- CAREY (D. E.), CAUSEY (O. R.), REDDY (S.) & COOKE (A. R.), 1971. — Dengue viruses from febrile patients in Nigeria, 1964-1968. *Lancet*, 1 : 105.
- CAUSEY (O. R.), 1969. — Ibadan Arbovirus Laboratory Annual Report, 1969.
- CHIANG (C. L.) and REEVES (W. C.), 1962. — Statistical estimation of virus infection rates in mosquito vector populations. *Am. J. Hyg.*, 75, n° 3 : 377-391.
- CHIPPAUX (A.), CORDELLIER (R.), GERMAIN (M.), MOUCHET (J.) & ROBIN (Y.), 1976. — La fièvre jaune en Afrique. *Études Médicales*, n° 1.
- CLARKE (D. H.) & CASALS (J.), 1958. — Techniques for hemagglutination and hemagglutination-inhibition with arthropod borne viruses. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 7 : 561-573.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), TAUFFLIEB (R.) & CAMICAS (J. L.), 1968. — Données préliminaires sur l'enquête sérologique chikungunya au Sénégal. *Rapp. final VIII<sup>e</sup> Conf. techn. OCCGE, Bobo-Dioulasso*, 1968, n° 2 : 569-571.
- CORNET (M.) & CHATEAU (R.), 1971. — Intérêt du gaz carbonique dans les enquêtes sur les vecteurs sylvatiques du virus amaril. Note préliminaire. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. IX, n° 3 : 301-303.
- CORNET (M.), DEJARDIN (J.), JAN (C.), COZ (J.), ADAM (C.) & VALADE (M.), 1977. — Note technique sur l'isolement des arbovirus par inoculation au souriceau. Préparation des broyats de moustiques. *Bull. Soc. Path. exot.*, 70 (2) : 137-143.
- CORNET (M.), CHATEAU (R.), VALADE (M.), DIENG (P. L.), RAYMOND (H.) & LORAND (A.), 1978. — Données bioécologiques sur les vecteurs potentiels du virus amaril au Sénégal Oriental. Rôle des différentes espèces dans la transmission du virus. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVI, n° 4 : 315-341.
- CORNET (M.), DIENG (P. L.) & VALADE (M.), 1978. — Note sur l'utilisation des pondoires-piège dans les enquêtes sur les vecteurs sylvatiques de fièvre jaune. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVI, n° 4 : 309-314.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), HÈME (G.) & VALADE (M.), 1978. — Isolement au Sénégal Oriental d'une souche de virus amaril à partir d'*Aedes* du sous-genre *Diceromyia*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 287 : 1449-1451.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), ADAM (C.), VALADE (M.) & CALVO (M. A.), 1979. — Transmission expérimentale comparée du virus amaril et du virus Zika par *Aedes aegypti* L. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XVII, n° 1 : 47-53.
- CORNET (M.), ROBIN (Y.), HÈME (G.), ADAM (C.), RENAUDET (J.), VALADE (M.) & EYRAUD (M.), 1979. — Une poussée épidémiologique de fièvre jaune sylvatique au Sénégal Oriental. Isolement du virus de lots de moustiques adultes mâles et femelles. *Médecine et Maladies infectieuses*, 9, 2 : 63-66.
- COZ (J.), VALADE (M.), CORNET (M.) & ROBIN (Y.), 1976. — Transmission transovarienne d'un Flavivirus, le virus Koutango, chez *Aedes aegypti* L. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 283 : 109-110.
- COZ (J.), VALADE (M.), CORNET (M.), LEMOINE (M. O.) & LORAND (A.), 1977. — Utilisation du moustique pour la multiplication des arbovirus. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XV, n° 3 : 209-212.
- DICK (G. W. A.), KITCHEN (S. F.) & HADDOW (A. J.), 1952. — Zika virus. I. Isolation and serological specificity. II. Pathogenicity and physical properties. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 46 : 509-520.
- DIGOUTTE (J. P.), 1968. — Les fièvres exanthématiques à arbovirus en Centrafrique. *Rapp. final III<sup>e</sup> Conf. techn. OCEAC, Yaoundé*, 1968 : 489-493.
- DIGOUTTE (J. P.), PAJOT (F. X.), BRÈS (P.) & NGUYEN TRUONG LUONG (P.), 1971. — Le virus Bouboui (BA 409) nouveau prototype d'arbovirus isolé en République Centrafricaine. *Ann. Inst. Pasteur*, 120 : 98-106.
- FAGBAMI (A. H.) & FAYIBI (A.), 1976. — Epidemiology of dengue infections in Nigeria : virus isolations and clinical observations, 1972-1975. *J. trop. Med. Hyg.*, 79 (10) : 226-229.
- FAGBAMI (A. H.), MONATH (T. P.) & FAYIBI (A.), 1977. — Dengue virus infections in Nigeria : a survey for antibodies in monkeys and humans. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 71 (1) : 60-65.
- FELDMANN (H. A.) & WANG (S. S.), 1961. — Sensitivity of various viruses to chloroform. *Proc. Soc. exp. Biol. (N. Y.)*, 106 : 736-738.
- GEAR (J.) & REID (F. D.), 1957. — The occurrence of a dengue-like fever in the North Eastern Transvaal. I. Clinical features and isolation of virus. *S. Afr. med. J.*, 16 : 253-257.
- GERMAIN (M.), HERVÉ (J. P.), SUREAU (P.), FABRE (J.), ROBIN (Y.) & GEOFFROY (B.), 1976. — Une souche de virus amaril isolée d'*Aedes (Stegomyia) opok* Corbet et Van Someren en République Centrafricaine. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 2 : 101-104.
- GERMAIN (M.), SUREAU (P.), HERVÉ (J. P.), FABRE (J.), MOUCHET (J.), ROBIN (Y.) & GEOFFROY (B.), 1976. — Isolements du virus de la fièvre jaune à partir d'*Aedes* du groupe *A. africanus* (Theobald) en République Centrafricaine. Importance des savanes humides et semi-humides en tant que zone d'émergence du virus amaril. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. XIV, n° 2 : 125-139.
- GERMAIN (M.), HERVÉ (J. P.), CORNET (J. P.) & GEOFFROY (B.), 1978. — II. Service d'Entomologie médicale et d'étude des réservoirs de virus. *Rapp. Inst. Pasteur, Bangui*, 1977 : 81-123.
- GERMAIN (M.), CORNET (M.), MOUCHET (J.), HERVÉ (J. P.) *et al.*, 1979. — Recent progresses in epidemiological studies on sylvatic yellow fever in Africa. Communication to the International Symposium "New Aspects in Ecology of Arboviruses", Smolenice, 11-15 juin 1979, 9 pp.
- GERMAIN (M.), SALUZZO (J. F.), CORNET (J. P.), HERVÉ (J. P.), SUREAU (P.), CAMICAS (J. L.), ROBIN (Y.), SALAÜN (J. J.) & HÈME (G.), 1979. — Isolement du virus de la fièvre jaune à partir de la ponte et de larves d'une tique, *Amblyomma variegatum*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 289 : 635-637.

- HADDOW (A. J.), SMITHBURN (K. C.), DICK (G. W. A.), KITCHEN (S. F.) & LUMSDEN (W. H. R.), 1948. — Implication of the mosquito *Aedes (Stegomyia) africanus* Theobald in the forest cycle of yellow fever in Uganda. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 42 : 218-223.
- HADDOW (A. J.), WILLIAMS (M. C.) & WOODALL (J. P.), 1961. — Chikungunya near Entebbe, Uganda. Virus isolations from biting flies. *E. Afr. Virus Res. Inst. Rept.*, 1960-1961, Nairobi : 16-17.
- HADDOW (A. J.), WILLIAMS (M. C.), WOODALL (J. P.), SIMPSON (D. I. H.) & GOMA (L. K. H.), 1964. — Twelve isolations of Zika virus from *Aedes (Stegomyia) africanus* (Theobald) taken in and above a Uganda forest. *Bull. Org. mond. Santé*, 31 : 57-69.
- HUANG (Y. M.), 1977. — Notes on the taxonomic status of *Aedes vittatus* (Diptera : Culicidae). *Contr. of the Am. ent. Inst.*, 14, 1 : 112-132.
- KIRYA (B. G.), MUKWAYA (L. G.), SEMPALA (S. D. K.), SSENKUBUGE (Y.), LULE (M.), SEKYALO (E.) & MUJOMBA (E.), 1972. — The yellow fever epizootic in Zika Forest, Uganda, during 1972. *WHO/VIR/72-7, Doc. multigr.*, 9 pp.
- KOKERNOT (R. H.), SMITHBURN (K. C.) & WEINBRENN (M. P.), 1956. — Neutralizing antibodies to arthropod borne viruses in human beings and animals in the Union of South Africa. *J. Immunol.*, 77, 5 : 313-323.
- LEE (V. H.) & MOORE (D. L.), 1972. — Vectors of the 1969 yellow fever epidemic on the Jos Plateau, Nigeria. *Bull. Org. mond. Santé*, 46 : 669-673.
- MACNAMARA (F. N.), 1954. — Zika virus : a report on three cases of human infection during an epidemic of jaundice in Nigeria. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 48 : 139-145.
- MAHAFFY (A. F.), SMITHBURN (K. C.), JACOBS (H. R.) & GILLET (J. D.), 1942. — Yellow Fever in Western Uganda. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 36, 9.
- MCCRAE (A. W. R.), HENDERSEN (B. E.), KIRYA (B. G.) & SEMPALA (S. D. K.), 1971. — Chikungunya virus in the Entebbe area of Uganda. Isolations and epidemiology. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 65 : 152-168.
- MCINTOSH (B. M.), HARWIN (R. M.), PATERSON (H. E.) & WESTWATER (M. L.), 1963. — An epidemic of chikungunya in South Eastern Southern Rhodesia. *Central Afr. J. Med.*, 9 : 351-359.
- MCINTOSH (B. M.), PATERSON (H. E.), DONALDSON (J. M.) & DE-SOUSA (J.), 1963. — Chikungunya virus : viral susceptibility and transmission studies with vertebrates and mosquitoes. *S. Afr. J. med. Sci.*, 28 : 45-52.
- MCINTOSH (B. M.), PATERSON (H. E.), MCGILLIVRAY (G. M.) & DE-SOUSA (J.), 1964. — Further studies on the chikungunya outbreak in Southern Rhodesia in 1962. I. Mosquitoes, wild primates and birds in relation to the epidemic. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58 : 45-49.
- MCINTOSH (B. M.) & JUPP (P. G.), 1970. — Attempts to transmit chikungunya with six species of mosquitoes. *J. med. Ent.*, 7 : 615-618.
- MCINTOSH (B. M.), 1975. — Mosquitoes as vectors of viruses in Southern Africa. *Entomology Mem. Dep. agric. tech. Serv. Republ. S. Afr.*, n° 43, 19 pp.
- OSTERRIETH (P.) & BLANÈS-RIDAURA (G.), 1960. — Recherches sur le virus chikungunya au Congo Belge. I. Isolement du virus dans le Haut Uélé. *Ann. Soc. belge Med. trop.*, 40 : 199-203.
- PATERSON (H. E.) & MCINTOSH (B. M.), 1964. — Further studies on the chikungunya outbreak in Southern Rhodesia in 1962. II. Transmission experiments with the *Aedes furcifer-taylori* group of mosquitoes and with a member of the *Anopheles gambiae* complex. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 58 : 52-55.
- ROBIN (Y.), 1978. — Rapport du Centre Collaborateur OMS de Référence et de Recherche pour les Arbovirus, année 1977. *Doc. multigr.*, Dakar.
- ROBIN (Y.), CORNET (M.), HÈME (G.) & LE GONIDEC (G.), 1979. — Isolement du virus de la dengue au Sénégal (sous presse).
- ROCHE (S.) & ROBIN (Y.), 1967. — Infections humaines par le virus chikungunya à Rufisque (Sénégal), octobre-novembre 1966. *Bull. Soc. méd. Afr. Noire*, 12 : 490-496.
- ROSEN (L.) & GUBLER (D.), 1974. — The use of mosquitoes to detect and propagate Dengue viruses. *Am. J. trop. Med. Hyg.*, 23 : 1153-1160.
- ROSEN (L.), TESH (R. B.), LIEN (J. C.) & CROSS (J. W.), 1978. — Transovarial transmission of Japanese Encephalitis Virus by mosquitoes. *Science*, 199 : 909-911.
- ROSS (R. W.), 1956. — The Newala epidemic. III. The virus : isolation, pathogenic properties and relationship to the epidemic. *J. Hyg.*, 54 : 177-191.
- SALAÜN (J. J.), BROTTES (H.) & BRÈS (P.), 1968. — Arbovirus isolés au Cameroun à partir de fièvres exanthématiques (note préliminaire à propos de 3 souches). *Bull. Soc. Path. exot.*, 61 : 301-309.
- SÉRIÉ (C.) et al., 1968. — Études sur la fièvre jaune en Éthiopie. 5. Isolements de souches virales de vecteurs arthropodes. *Bull. Org. mond. Santé*, 38 : 873-877.
- SMITHBURN (K. C.) & HADDOW (A. J.), 1946. — Isolation of yellow fever from african mosquitoes. *Am. J. trop. Med.*, 26 : 261-271.
- SMITHBURN (K. C.), HADDOW (A. J.) & LUMSDEN (W. H. R.), 1949. — An outbreak of sylvan yellow fever in Uganda with *Aedes (Stegomyia) africanus* Theobald as principal vector and insect host of the virus. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 59 : 449-458.
- SUDIA (W. D.), CHAMBERLAIN (R. W.) & COLLIER (M.), 1965. — The CDC entomological table, a refrigerated unit for use in processing mosquitoes for virus isolation studies. *Mosq. News*, 25 : 385-389.
- TAUFFLIEB (R.), CORNET (M.) & CAMICAS (J. L.), 1968. — Les vecteurs d'arboviroses au Sénégal. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. et Parasitol.*, vol. VI, n° 3 : 221-223.
- WEINBRENN (M. P.), HADDOW (A. J.) & WILLIAMS (M. C.), 1958. — The occurrence of chikungunya virus in Uganda. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 52 : 253-262.
- WEINBRENN (M. P.) & WILLIAMS (M. C.), 1958. — Zika virus : further isolations in the Zika area, and some studies on the strains isolated. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 52 : 263-268.